MORPHOLOGIE FLORALE DES APOCYNACEÆ : II. CARACTÈRES DISTINCTIFS ENTRE AMBELANIEÆ (PLUMERIOIDEÆ) ET MACOUBEÆ (TABERNÆMONTANOIDEÆ)[1]

P. BOITEAU, L. ALLORGE & C. SASTRE

BOITEAU, P., ALLORGE, L. & SASTRE, C. — 22.11.1978. Morphologie florale des Apocynaceæ : II. Caractères distinctifs entre Ambelanieæ (Plumerioideæ) et Macoubeæ (Tabernæmontanoideæ), *Adansonia*, ser. 2, 18 (2) : 267-277. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Selon PICHON, la tribu des *Ambelanieæ* comportait 2 sous-tribus : *Ambelaniinæ* et *Macoubeinæ*. La présence d'un arille à la graine des *Macoubea* avait conduit BOITEAU & SASTRE à exclure la sous-tribu des *Macoubeinæ* des *Ambelanieæ* et à la rattacher aux *Tabernæmontanoideæ*. L'anatomie de ce genre a confirmé cette appartenance. La sous-tribu des *Ambelaniinæ* doit être par contre, maintenue dans la sous-famille des *Plumerioideæ* (absence d'arille, et de tissu moteur au filet des étamines).

ABSTRACT: The tribe *Ambelanieæ* had been splitted into 2 subtribes by PICHON: *Ambelaniinæ* and *Macoubeinæ*. Because of its arillate seed, the genus *Macoubea* had been transfered from *Ambelanieæ* subtribe *Macoubeinæ* to *Tabernæmontanoideæ* by BOITEAU & SASTRE; this has been confirmed by its anatomy. On the other hand the subtribe *Ambelaniinæ* must stay in the subfamily *Plumerioideæ* (no aril, nor motive tissue at the stamen filament).

Pierre Boiteau, Lucile Allorge & Claude Sastre, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Comme l'ont montré BOITEAU & ALLORGE (1978), les deux sous-familles des *Plumerioideæ* et des *Tabernæmontanoideæ* diffèrent par un certain nombre de caractères qu'il est possible de résumer en un tableau pour la commodité de l'analyse (Tabl. 1).

Certains d'entre eux sont toujours présents dans l'une des sous-familles et absents chez l'autre; d'autres, généralement présents chez l'une des sous-familles, peuvent aussi apparaître exceptionnellement, au moins sous forme d'ébauche, dans quelques espèces ou genres de l'autre sous-famille. Les premiers caractérisent une sous-famille et doivent figurer dans sa diagnose. Les seconds sont également caractéristiques dans la mesure où l'on prend la précaution d'indiquer dans quels genres exceptionnels ils font défaut ou au contraire sont exceptionnellement présents.

BOITEAU & SASTRE (1975) avaient déjà rattaché aux *Tabernæmontanoideæ* le genre *Macoubea* Aublet en s'appuyant sur la présence d'un arille, jusqu'alors méconnu, et sur un certain nombre de caractères floraux visibles

1. Cette étude fait partie d'une série de publications dont le titre général est : Faune et Flore de la Guyane française; elle porte le n° 2.

en herbier. Il a paru intéressant de compléter cette étude, à partir de matériel fixé, frais, de façon à préciser aussi certains caractères anatomiques : notamment la présence ou l'absence d'un tissu moteur au niveau de la jonction filet-connectif des étamines.

Les *Ambelania* et genres apparentés n'avaient fait l'objet d'aucune étude récente permettant d'établir ou d'infirmer la présence d'un arille. Leur morphologie florale était également insuffisamment connue en ce qui concerne les caractères anatomiques permettant la diagnose des deux sous-familles.

On sait que PICHON (1948) avait regroupé en une même tribu des *Ambelanieæ* Pichon, d'une part le genre *Macoubea* constituant à lui seul la sous-tribu des *Macoubeinæ* Pichon, d'autre part les genres *Ambelania, Molongum, Rhigospira* et *Neocouma* constituant la sous-tribu des *Ambelaniinæ* Pichon. Mais du fait de cet amalgame en un même taxon, il devait s'abstenir de rattacher la tribu des *Ambelanieæ*, telle qu'il la concevait, soit à la sous-famille des *Plumerioideæ*, soit à celle des *Tabernæmontanoideæ*, se bornant à la considérer comme intermédiaire entre les deux.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les méthodes utilisées pour la fixation, la conservation du matériel, son inclusion à la paraffine et la coloration des coupes en série ont été décrites dans le travail de L. ALLORGE (1976).

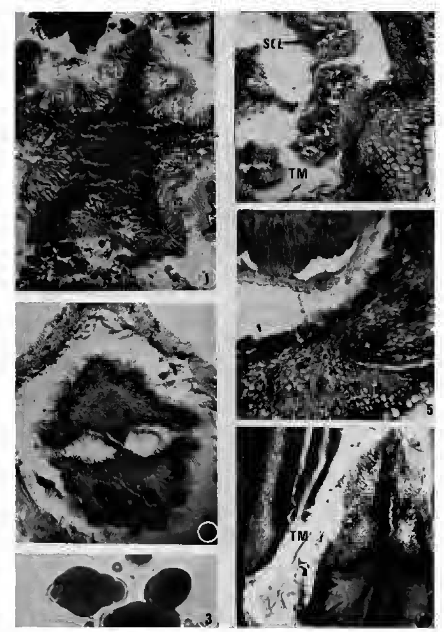
Les études de morphologie florale ont porté sur le matériel suivant (fleurs fixées et conservées en alcool) :

Macoubea guianensis Aublet (*Moretti 782*, Guyane française); *Ambelania acida* Aublet (*Sastre 5449*, Guyane française); *Rhigospira quadrangularis* (Muell. Arg.) Miers (*L. Bernardi 3-89*, de l'Arboretum Jenaro Herrara, Pérou). Nous avons disposé en outre de fruits frais et conservés en alcool d'*Ambelania acida* (*Sastre 5449*) et de *Rhigospira quadrangularis* (*L. Bernardi 7-7*).

MORPHOLOGIE FLORALE COMPARÉE

En 1945, MONACHINO écrivait, en se basant sur les caractères de la fleur de *Macoubea* étudiée en herbier : « *Macoubea* is considered as a member of the *Tabernæmontaneæ.* » PICHON (1948) signale chez le genre *Macoubea* la présence « d'écailles » glanduleuses à l'aisselle des sépales; des « queues » longues (env. 0,9 mm), fortement divergentes aux anthères et une clavoncule qui rappelle tout à fait celle des *Tabernæmontana.* C'est pourquoi BOITEAU & SASTRE (1975), après avoir reconnu la présence d'un arille à la graine du *Macoubea* et rappelé que « les botanistes qui ne connaissaient que ses fleurs le rangeaient immédiatement auprès des *Tabernæmontana* », ont été amenés à distinguer une tribu des *Macoubeæ* au sein des *Tabernæmontanoideæ*. Nous verrons, en effet, les différences importantes existant entre le fruit des *Macoubea* et celui des *Tabernæmontaneæ* proprement dites.

Après examen des coupes, nous sommes en mesure de préciser qu'on



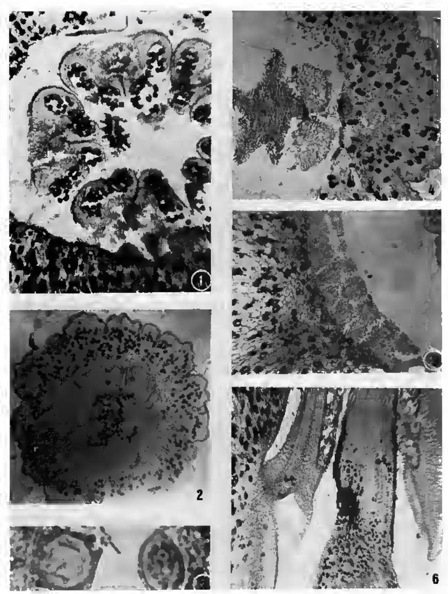
Pl. I. — **Macoubea guianensis** Aublet : coupe transversale de la fleur : **1**, clavoncule de section étoilée; **2**, carpelles asymétriques, l'un de forme triangulaire, l'autre de forme trapézoïdale; **3**, pollen à deux pores; **4**, étamine à tissu moteur (*tm*) et massif de sclérenchyme (*scl*); **5**, calice, appendices sécréteurs individualisés; **6**, coupe longitudinale montrant le tissu moteur à la jonction du filet et de la corolle.

TABLEAU I

Morphologie comparée des *Plumerioideæ* et *Tabernæmontanoideæ*
(voir *Adansonia*, ser. 2, 17 (3) : 305-326 (1978)

Organes	Plumerioideæ	Tabernæmontanoideæ
1. Annexes glanduleuses du calice	Généralement nulles; sinon zône sécrétrice limitee au bord recouvert du sépale	Appendices sécréteurs individualisés, situés à l'aisselle du sépale
2. Carpelles au niveau de l'ovaire	2-5 carpelles; si 2, ils sont isomorphes	2 carpelles hétéromorphes
3. Vascularisation des carpelles	7-15 faisceaux cribro-vasculaires par carpelle	17-47 faisceaux par carpelle
4. Vascularisation de la corolle (tube inférieur)	10 faisceaux	20 faisceaux
5. Sacs polliniques	Égaux, entièrement fertiles	Sacs internes plus courts que les externes; ceux-ci terminés par des appendices stériles ou « queues »
6. Anthères	A loges parallèles, contiguës, adnées au connectif; contour de l'anthere ellipsoïde, regulier	A loges divergentes à la base, laissant voir la base du connectif; contour de l'anthère sagitté
7. Limite filet-connectif	Sans tissu moteur	Tissu moteur accompagné de massifs de sclérenchyme
8. Graines	Sans arille	Avec arille

constate bien chez les *Macoubea* : l'hétéromorphie des carpelles, y compris au niveau de l'ovaire; la présence de 20 faisceaux cribro-vasculaires dans la partie inférieure du tube de la corolle; et surtout la présence d'un tissu moteur et des formations sclérenchymateuses qui lui sont associées à la jonction filet-connectif des étamines (Pl. 1), caractère qui nous semble devoir prendre une importance fondamentale à l'avenir puisqu'il conditionne le type de biologie florale, comme l'ont montré Boiteau & Allorge (1978).



Pl. 2. — **Rhigospira quadrangularis** (Muell. Arg.) Miers : coupe transversale de la fleur : **1,** étamines, partie fertile et appendices clavonculaires; **2,** carpelles soudés isomorphes: **3,** pollen à quatre pores; **4,** clavoncule de section étoilée, « queues », partie stérile de l'étamine, pas de tissu moteur; **5,** calice, appendices sécréteurs individualisés sur 2 rangs; **6,** coupe longitudinale au niveau du filet de l'étamine (pas de tissu moteur).

Du point de vue de la morphologie florale, le genre *Macoubea* présente cependant quelques particularités qui le séparent des *Tabernæmontaneæ* au sens strict : ovaire pubescent; style inséré dans une dépression du sommet de l'ovaire et articulé à sa base; pollen á deux pores. Ces caractères s'ajoutent aux particularités du fruit que nous préciserons plus loin, pour motiver la reconnaissance d'une tribu des *Macoubeæ*.

Chez les *Ambelanieæ* telles que nous les concevons (= *Ambelaniinæ* Pichon), outre que la graine n'a pas d'arille, comme nous le verrons plus loin, les anthères sont parfois trés proches de celles des *Plumerioideæ* classiques. Monachino (1945) les décrit comme pollinifères jusqu'à la base chez un certain nombre d'espéces. Ce fait est contesté par Pichon (1948) qui écrit : « les queues peuvent être extrêmement courtes (0,25 mm), mais jamais la cavité pollinifère ni la fente de déhiscence n'atteignent l'extrémité inférieure de la loge ». Il est, en fait, trés difficile, surtout sur matériel sec, d'apprécier si la fente de déhiscence atteint bien l'extrémité inférieure de la loge. Il était donc particuliérement utile de vérifier s'il existe ou non un tissu moteur staminal chez les *Ambelanieæ*. Nous sommes maintenant en mesure de préciser que chez les deux espèces étudiées, l'étamine ne présente ni tissu moteur ni formations sclérenchymateuses, ce qui nous paraît décisif pour le rattachement des *Ambelanieæ* aux *Plumerioideæ* (Pl. 2).

Tout en rattachant la tribu des *Ambelanieæ* aux *Plumerioideæ*, nous tenons à signaler, comme l'ont déjà fait Monachino (1945) et Pichon (1948), qu'elle présente d'incontestables caractères de transition vers les *Macoubeæ* et les *Tabernæmontaneæ*, caractères qui la rendent quelque peu exceptionnelle parmi les *Plumerioideæ*. Ainsi, les *Ambelania* ne présentent pas de glandes á l'aisselle des sépales, mais les *Rhigospira* en présentent, au contraire, de trés visibles, caractére qui devra être mentionné à titre d'exception. De même les deux espèces étudiées présentent des rudiments de « queues » aux étamines et une clavoncule á section étoilée rappelant celle des *Tabernæmontana*. Dans la partie inférieure du tube de la corolle, on trouve aussi 20 faisceaux cribro-vasculaires, autre caractére exceptionnel pour une *Plumerioideæ*.

Au cours d'une évolution aussi complexe que celle des Apocynacées, il n'y a pas forcément corrélation entre le développement de tous les caractères. Nous verrons même, dans des notes ultérieures, des exemples oú l'on trouve associés un port herbacé (donc probablement évolué) et une organisation florale très primitive pour la famille. Certains caractéres, de plus, apparaissent d'emblée dans toute leur perfection, alors que d'autres apparaissent d'abord sous forme de simple ébauche. La phylogénie ne peut être considérée comme ayant conduit á un enchaînement linéaire idéal. Elle a produit un ensemble trés touffu, buissonnant, dans lequel ce n'est qu'exceptionnellement qu'on peut tenter d'isoler un phylum. Bien que limité, l'exemple des *Ambelanieæ* et *Macoubeæ* paraît à cet égard trés intéressant.

Au sein des *Plumerioideæ*, c'est avec les *Carisseæ*, comme l'ont déjá souligné Monachino (1945) et Pichon (1948) que les affinités sont les plus étroites. Le genre *Neocouma* Pierre a d'ailleurs été confondu longtemps avec le genre *Couma* qui constitue avec les *Parahancornia* la sous-tribu des

Couminæ au sein des *Carisseæ*. On a longtemps rattaché à cette même tribu des *Carisseæ* le genre *Chilocarpus* Blume. Or, les graines de ce genre présentent toujours un arille. Cet arille, bien qu'incomplet, et apparemment différent de celui des *Tabernæmontaneæ* proprement dites, a amené d'abord PICHON (1949) puis BOITEAU & SASTRE (1975) à envisager aussi l'inclusion d'une tribu des *Chilocarpeæ* créée pour ce genre au sein des *Tabernæmontanoideæ*. Nous espérons pouvoir disposer de fleurs fixées de *Chilocarpus* afin d'en étudier l'anatomie florale. Nous pourrons alors vérifier si cette position doit être maintenue et préciser encore les caractères qui distinguent *Plumerioideæ* et *Tabernæmontanoideæ* dans une autre région (le sud-est asiatique), d'où sont issus les *Chilocarpus*.

STRUCTURE COMPARÉE DES FRUITS ET GRAINES

BOITEAU & SASTRE (1975) ont décrit le fruit et la graine de *Macoubea*. Dans une note plus récente, SCHULTES (1976) donne également des détails et des illustrations concernant une espèce qu'il considère à tort comme nouvelle (voir plus loin).

Le fruit des *Macoubea* se présente comme une grosse baie, globuleuse chez *M. guianensis*, plus allongée chez *M. sprucei*. Il résulte du développement d'un seul carpelle, l'autre avortant très généralement. Il porte une côte ventrale plus ou moins visible correspondant à la suture du phyllome carpellaire et une cicatrice, apicale, marque de la dépression dans laquelle s'insérait le style. Toujours indéhiscent, ce qui le sépare des fruits des *Tabernæmontaneæ* proprement dites, le fruit du *Macoubea* s'en distingue aussi par une forte assise scléreuse.

La graine, longue de 18-25 mm, a été décrite par PICHON (1948) comme comportant un double testa. Cet auteur émet même l'hypothèse que l'ovule des *Macoubea* pourrait être bitegminé, ce qui constituerait un cas unique parmi les *Contortæ*. D'une part, nous avons pu vérifier sur des fleurs à divers degrés d'évolution que l'ovule des *Macoubea* est bien unitegminé; d'autre part, le prétendu double testa résulte d'un artefact de dessiccation. Sur les fruits frais ou conservés en alcool, on constate que l'ensemble du testa suit, bien qu'en les atténuant quelque peu, les reliefs et les dépressions de l'albumen ruminé. Au cours du séchage par contre, la partie interne du testa reste adhérente à l'albumen dont les reliefs s'accentuent, cependant que sa partie externe devient plus coriace, plus crustacée et n'épouse plus aussi étroitement ces reliefs. D'où l'apparence d'un double testa tel que le décrit PICHON. La graine est pourvue d'un arille complet, resté longtemps méconnu, qui ne fut décrit que par BOITEAU & SASTRE (1975).

Le fruit des *Ambelania* est une baie simple, allongée, résultant du développement de l'ovaire dont les deux carpelles sont soudés (Pl. 3). Les graines, beaucoup plus petites, longues de 6-12 mm, sont fortement comprimées, sans sillon ventral, à testa noir ou brun foncé, scabre ou lépidote. L'albumen n'est pas ruminé comme dans les *Macoubea* et les

Tabernæmontaneæ. De plus, ces graines sont dépourvues d'arille, ce qui nous paraît être un caractére trés important pour la délimitation des deux sous-familles.

PHYLOGÉNIE

Sous réserve des données qui résulteront de notre étude ultérieure du genre *Chilocarpus*, il est possible d'esquisser la phylogénie d'au moins une partie des *Tabernæmontanoideæ* de la façon suivante :

1) Au sein de la sous-famille des *Plumerioideæ* et de la tribu des *Carisseæ*, a dû d'abord se spécialiser vers la fin de l'ére secondaire ou au début de l'ére tertiaire, une sous-tribu des *Couminæ* : grands arbres, á ovaire semi-infère á deux carpelles soudés, étamines á loges parallèles entièrement fertiles, fruit indéhiscent, bacciforme, graines sans arille, dont tous les représentants actuels sont sud-américains.

2) Ensuite est apparue une tribu des *Ambelanieæ* : arbres à ovaire supére, á deux carpelles soudès, à étamines prèsentant des ébauches de queues dans certaines espèces, voire des queues développées chez d'autres, mais toujours sans tissu moteur; fruit bacciforme, indéhiscent; graines sans arille. Tous les représentants actuels sont également sud-américains.

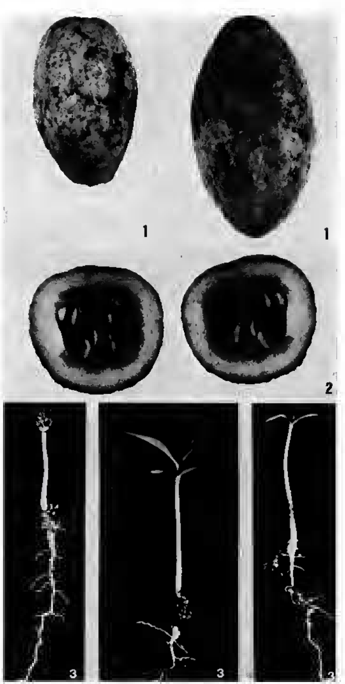
3) Puis s'est diffèrenciée une tribu des *Macoubeæ* qui doit déjá être placée dans les *Tabernæmontanoideæ* du fait de la présence, notamment d'un arille à la graine et d'un tissu moteur á la base du connectif des étamines. Ce sont aussi des arbres et arbustes et toutes les espèces actuelles sont sud-américaines.

4) A partir de l'ére tertiaire il existe des documents paléontologiques montrant l'existence des *Tabernæmontaneæ* proprement dites, arbres, arbustes et lianes, parfois de petite taille, à feuilles anisophylles, alors que tous les groupes prècédents ont des feuilles isophylles. Le tableau 1 résume par ailleurs leurs principaux caractéres. Leurs espéces actuelles occupent tout le monde tropical en Amérique, Afrique, Asie du sud et du sud-est et Océanie. Mais il est possible que certains d'entre eux tirent leur origine des *Chilocarpeæ* dont les représentants actuels sont localisés en Asie du sud-est.

Ambelanieæ et *Macoubeæ* font de nos jours figure de reliques. Mais l'extension de ces groupes a vraisemblablement été plus importante dans le passé.

SYSTÉMATIQUE ET NOMENCLATURE

Il résulte de l'ensemble de nos observations que l'on doit distinguer une tribu des *Macoubeæ* dans la sous-famille des *Tabernæmontanoideæ* et une tribu des *Ambelanieæ* dans la sous-famille des *Plumerioideæ*.



Pl. 3. — Fruits d'**Ambelania acida** Aublet : **1**, développement; **2**, coupe montrant les deux loges avec des graines sans arille; **3**, développement de la plantule : *à droite*, germination de la graine; *à gauche*, cotylédons tres étroits; *au centre*, prımfeuille.

MACOUBEÆ Boiteau & Sastre

Adansonia, ser. 2, 15 (2) : 144 (1975).
— *Macoubeinæ* PICHON, Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., ser. nov., 24 (3) : 170 (1948).

Constituée du seul genre *Macoubea*, cette tribu doit être intégrée aux *Tabernæmontanoideæ* du fait notamment de l'existence d'un arille à la graine et de tissu moteur à la base du connectif des étamines. D'autres caractères précisés plus haut sont également des motifs de rattachement à cette sous-famille. Des autres genres de la tribu des *Tabernæmontaneæ* proprement dite, elle se distingue par son fruit indéhiscent, présentant une forte assise scléreuse, par son embryon à cotylédons étroits ne dépassant pas la largeur de la radicule, par son style inséré dans une dépression du sommet de l'ovaire et articulé à sa base, par son pollen à deux pores. Cet ensemble de caractères justifie sa distinction.

Le genre *Macoubea* a fait l'objet de publications dues à MONACHINO (1945), PICHON (1948) et SCHULTES (1976); ce dernier a décrit une espèce colombienne : *M. witotorum* que nous considérons comme synonyme de *M. sprucei* (Muell. Arg.) Markgr. var. *paucifolia* (Spruce ex Muell. Arg.) Monachino. Les travaux de BOITEAU & SASTRE (1975) et la présente note complètent les données relatives à ce genre.

AMBELANIEÆ Pichon ex Boiteau, Allorge & Sastre, *trib. nov.*

PICHON, Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., ser. nov., 24 (3) : 165 (1948), *nom. nud.*
— *Ambelaniinæ* PICHON, *l.c.* : 166, *nom. nud.*

Semina arillo destituta. Fructus carnosus bilocularis sine strate indurato. Stamina sine textura movente sed caudis rudimentariis instructa.

GENRE-TYPE : *Ambelania* Aublet.

Cette tribu renferme en outre les genres suivants : *Molongum* Pichon, *Rhigospira* Miers et *Neocouma* Pierre. Bien que comportant exceptionnellement certains caractères qui annoncent les *Macoubeæ*, elle présente des graines sans arille et des étamines sans tissu moteur. Elle doit donc demeurer dans la sous-famille des *Plumerioideæ*.

Au sein des *Plumerioideæ*, elle doit prendre place à proximité des *Carisseæ*, dont elle se distingue : par la présence de queues rudimentaires à la base des loges de l'anthère (même lorsque celles-ci sont très peu visibles, la base des loges, non adnée au connectif, laisse apercevoir la face avant de la base de celui-ci); par l'existence de 20 faisceaux cribro-vasculaires dans le tube inférieur de la corolle; par la section de la clavoncule, non circulaire, 5-lobée ou en étoile à 5 branches et par les cotylédons beaucoup plus courts que la radicule et aussi étroits qu'elle.

Bibliographie

Allorge, L., 1976. — *Morphologie et biologie florales des Apocynacées, applications taxonomiques*, Mémoire de l'École Pratique des Hautes Études, Paris, 3e section, multigraphié, 113 p.

Boiteau, P. & Allorge, L., 1978. — Morphologie et Biologie florales des Apocynacées: I. Différences essentielles entre les Plumérioïdées et les Tabernæmontanoïdées, *Adansonia*, ser. 2, 17 (3) : 305-326.

Boiteau, P. & Sastre, C., 1975. — Sur l'arille des Macoubea et la classification de la sous-famille des Tabernæmontanoïdées, *Adansonia*, ser. 2, 15 (2) : 239-250.

Monachino, J., 1945. — A revision of Ambelania, inclusive of Neocouma (Apocynaceæ), *Lloydia* 8 : 109-130.

Monachino, J., 1945. — A revision of Macoubea and the American species of Landolphia (Apocynaceæ), *Lloydia* 8 : 291-317.

Pichon, M., 1948. — Classification des Apocynacées : I. Carissées et Ambélaniées, *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat.*, ser. nov., 24 (3) : 111-181.

Pichon, M., 1949. — Classification des Apocynacées : 29, le genre Neokeithia, *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, ser. 2, 21 (3) : 375-377.

Schultes, R. E., 1976. — Plantæ colombianæ: XIX-E partibus amazonicis witotorum plantæ fructuariæ sativæ novæ, *Botanical Mus. Leafflets* 24 (8) : 193-202.